

УДК 576.895.771

**АНАЛИЗ ПРИМЕНИМОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ,
ХАРАКТЕРИЗУЮЩИХ РАЗМЕРЫ, ВЕС
И ПЛОДОВИТОСТЬ КОМАРОВ
В КАЧЕСТВЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ**

С. П. Расницын

На примере исследования двух видов комаров обосновывается методика количественной оценки применимости признаков в качестве морфофизиологических индикаторов.

Метод морфофизиологических индикаторов первоначально предназначался для изучения природных популяций позвоночных животных. Не менее важно его использование также и для беспозвоночных, в частности для насекомых. И при разведении насекомых, и при полевых исследованиях их экологии требуются индикаторы, с помощью которых можно было бы судить о том, не произошло ли существенных изменений в условиях их жизни и обратно, не вызвали ли известные изменения внешних условий существенных отклонений в морфологии и физиологии особей. Конечно, различные изменения среды в разной степени влияют на различные структуры организма животных. Однако несомненно, что одни структуры лабильнее и реагируют на широкий диапазон факторов среды, а другие — более «устойчивы». Поскольку перебор всех возможных изменений изучаемых организмов в отношении всех возможных изменений среды — занятие неисчерпаемое, для практических целей необходимо выбрать минимальное число показателей, которые можно было бы использовать в качестве индикаторов (сигнализаторов) того, что изменения произошли.

Чтобы какой-либо признак мог служить морфофизиологическим индикатором, он должен быть доступным и информативным. Доступность признака — это величина, обратная затратам на измерение данной характеристики. На первый взгляд целесообразным кажется выражение затрат в денежных единицах — в рублях. Однако на практике это почти не осуществимо: во-первых, масштаб цен подвержен изменениям, во-вторых, невозможно точно определить уровень квалификации, а следовательно, должностной и, как итог, зарплату лиц, которые должны выполнять соответствующие анализы. По этим причинам (а также в силу того, что стоимость оборудования в большинстве случаев составляет незначительную величину по сравнению с расходами на зарплату) в качестве меры стоимости определения конкретных характеристик (доступности признаков) мы считаем целесообразным использовать показатель производительности труда — время, затрачиваемое на соответствующую операцию человеком, имеющим необходимый навык.

Под информативностью признака в данном случае подразумевается его способность давать сигнал о произошедших изменениях. Информативность обеспечивается двумя связанными, но не однозначными свойствами: реактивностью признака — его способностью изменяться с изменением условий среды — и помехоустойчивостью — способностью выделять сигнал (указывать на наличие изменений, связанных с изменением условий) на фоне шума (индивидуальной изменчивости особей). Количественной мерой информативности признака может служить доля его факториальной дисперсии в определенном наборе вариантов условий среды. Чем выше эта доля, тем информативнее признак.

В тех случаях, когда использование дисперсионного анализа для оценки информативности признаков невозможно, приходится ограничиваться определением их реактивности. Единственным реальным способом сравнения реактивности признаков является сравнение их относительных изменений под влиянием изменения условий существования особей. Когда имеются только два варианта условий, такой мерой может быть относительный прирост (или уменьшение) признака. Если же набор содержит большее число вариантов условий, то реактивность признаков можно сравнить лишь по коэффициенту вариации их средних значений в каждом варианте условий

$$C = 100 \sqrt{|k^2 \sum \bar{x}_i^2 : (\sum x_i)^2 - k| : (k - 1)},$$

где C — коэффициент вариации среднегрупповых значений определенного признака; \bar{x} — среднее значение признака в i -той группе; k — число исследованных групп особей, каждая из которых выращена в своеобразных условиях.

Чем выше коэффициент вариации C , тем реактивнее соответствующий признак.

Использование для оценки степени реактивности признаков других мер не представляется возможным. На эту роль не подходят коэффициенты регрессии «признак—функция условий», так как они — величины именованные и, следовательно, зависят от принятой системы единиц. Поскольку разные признаки могут измеряться в разных единицах (например, длина ноги, площадь крыла, число яиц, масса особи, активность фермента и т. п.), их изменения не будут соизмеримы. Кроме того, сравнению признаков по коэффициентам регрессии препятствует то, что даже под влиянием изменения одного и того же параметра среды разные признаки могут изменяться по разным закономерностям и потому описываться разными уравнениями (например, уравнением прямой линии, логистической кривой, уравнением нормального распределения и т. п.).

Основной недостаток предлагаемых методов оценки информативности и реактивности признаков в том, что они характеризуют изучаемые показатели лишь в пределах конкретного набора условий и потому пригодны лишь для относительного сравнения признаков. Скорее всего, с изменением набора условий соотношения между признаками будут изменяться, однако если анализ основан на широком и представительном наборе условий, принципиальных изменений ожидать не придется.

Какие же признаки могут быть использованы в качестве морфофизиологических индикаторов? Мы полностью согласны с основоположниками метода (Шварц и др., 1968) в том, что это могут быть любые признаки: физиологические, этологические, морфологические. Особенно подчеркнем, что наряду с индивидуальными признаками (размеры, окраска, пропорции тела особей и т. п.) имеет смысл оценить возможность использования групповых показателей, таких как варибельность индивидуальных признаков, их корреляция и т. п. Важно лишь, чтобы признаки отвечали двум перечисленным выше условиям. При этом чем доступнее признак, тем целесообразнее его использование, так как это сокращает расходы на получение необходимой информации. Также важно использование наиболее информативных или (как паллиатив) наиболее реактивных признаков: во-первых, такие признаки более «чутки», т. е. они позволяют обнаружить тонкие изменения; во-вторых, их использование обеспечивает получение статистически значимого результата на основе анализа меньшего количества материала.

Задача настоящей работы — оценить возможности использования наиболее употребительных характеристик комаров в качестве морфофизиологических индикаторов. Обычно для этой цели используют следующие показатели: длина крыла, длина голени задней ноги и плодовитость — число фолликулов в яичнике (Беклемишев, 1944; Дитинова, 1955; Brust, 1968; Волозина, 1977, 1978, и др.). Но оставалось неизвестным, в каких случаях целесообразно использовать каждый из них. Более того, поскольку считается, что эти характеристики тесно коррелируют (Weidling, 1928; Устинов, 1941; Маркович, 1951; Hosoi, 1954; Mori, 1979; Yates, 1979, и др.), кажется возможным выбрать один из показате-

лей и ограничиться анализом лишь его изменений. Кроме обычных показателей, мы определяли также массу живых куколок, применяя способ, описанный ранее (Расницын и др., 1983). Этот показатель широко используется для характеристики «сухопутных» насекомых (Ликвентов, 1955; Martson e. a., 1975; Рязанова, 1977; Кравченко, 1980, и др.), но для комаров применяется редко (Некрасова, 1974, 1976) и вне связи с другими характеристиками.

Материалом для работы послужили два вида комаров (*Anopheles atroparvus* van Tiel, *An. sacharovi* Favre), морфометрия которых ранее не проводилась. Комаров выращивали отдельными группами в различных условиях при различной концентрации особей. Всего получены 4 серии результатов — отдельно для каждого вида и пола. Объем исследованного материала приведен в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 2 представлены результаты дисперсионного анализа, позволяющие судить о степени информативности каждого признака в каждой серии опытов. Эти данные показывают, что наиболее информативен признак, характеризующий плодовитость самок (доля факториальной дисперсии близка к 100 %), второе место занимает показатель массы куколок (доля факториальной диспер-

Таблица 1

Материал, использованный для анализа применимости показателей размеров и плодовитости комаров в качестве морфофизиологических индикаторов

Серия	Вид	Число групп, каждая из которых выращена в своеобразных условиях	Число исследованных особей
A	<i>An. sacharovi</i> (♀)	6	286
Б	Тот же (♂)	3	60
В	<i>An. atroparvus</i> (♀)	4	252
Г	Тот же (♂)	4	75

Таблица 2

Степень информативности некоторых характеристик комаров (доля факториальной дисперсии, в %)

Серия	Признак			
	длина крыла	длина голени	масса куколки	плодовитость
A	9	7	38	95
Б	10	9	88	—
В	26	18	67	98
Г	18	12	67	—

Примечание. Для указания статистической значимости результатов цифры в таблице подчеркнуты по системе Плохинского (1960).

сии — около 50 %). Информативность линейных размеров значительно уступает первым двум показателям (доля факториальной дисперсии не выше 26 %) и при том же объеме исследованного материала не всегда имеет статистически достоверное значение.

Группы комаров, выращенные в разных условиях, отличались не только по размерам и плодовитости, но также и по внутригрупповой изменчивости этих признаков (измеряемой коэффициентом вариации), по степени корреляции между разными парами признаков и по величине коэффициентов регрессии, связывающей пары тесно коррелирующих признаков (использовано уравнение прямолинейной регрессии). Это дает возможность применить указанные показатели в качестве морфофизиологических индикаторов. Но оценить их информативность невозможно, так как для каждой группы насекомых имеется лишь одно значение каждого из показателей. Поэтому мы сравниваем их по реактивности. В табл. 3 приведены характеристики реактивности показателей изменчивости признаков и для сравнения — их абсолютных значений. Таблица показывает, что вариабельность признака — более реактивный показатель, чем его абсолютное значение, а это значит, что использование критериев изменчивости в качестве морфофизиологических показателей может быть целесообразным, особенно в отношении признаков, слабо информативных по своим абсолютным значениям.

В табл. 4 приведены данные, характеризующие корреляцию различных пар признаков и изменчивость этих показателей под влиянием разницы в усло-

Таблица 3
Степень реактивности абсолютных значений признаков и их варибельности

Серия	Показатель *	Признак			
		длина крыла	длина голени	масса куколки	плодовитость
А	P_a	5.1+2.1	6.4+2.6	19.5+7.9	17.8+7.3
	P_v	9.2+3.8	35.0+14.3	20.0+8.2	31.8+13.0
Б	P_a	4.5+1.8	4.9+2.0	12.9+5.2	—
	P_v	40.9±16.7	16.8+6.9	21.8+8.9	—
В	P_a	8.2+2.9	8.2+2.9	31.3+11.1	30.7+10.8
	P_v	26.2+9.3	26.3+9.3	37.3+13.2	33.4+11.8
Г	P_a	7.1+2.5	8.1+2.9	31.7+11.2	—
	P_v	19.2+5.0	38.3+13.5	37.3+13.2	—

Примечание. * P_a — реактивность абсолютных значений признака. P_v — реактивность варибельности признака.

Таблица 4
Степень корреляции между разными парами признаков комаров и степень реактивности этого показателя

Серия	Показатель	Пары признаков					
		крыло—голень	крыло—масса куколки	крыло—плодовитость	голень—масса куколки	голень—плодовитость	масса куколки—плодовитость
А	K	0.67	0.55	0.52	0.45	0.39	0.65
	P_k	36+15	65+27	34+14	84+26	82+24	35+11
Б	K	0.41	0.64	—	0.42	—	—
	P_k	11+4	38+15	—	36+15	—	—
В	K	0.64	0.46	0.21	0.51	0.41	0.69
	P_k	10+3	49+17	90+32	62+22	67+24	20+7
Г	K	0.58	0.15	—	0.29	—	—
	P_k	17+6	83+29	—	85+30	—	—

Примечание. K — среднее значение коэффициента корреляции соответствующих пар признаков для всех комаров данной серии; P_k — реактивность коэффициента корреляции.

виях развития особей. Обращает на себя внимание высокая реактивность коэффициентов корреляции, превосходящая реактивность всех других ранее упоминавшихся морфофизиологических индикаторов.

Значения коэффициента регрессии более или менее тесно коррелирующих признаков (для слабокоррелирующих признаков вычисление регрессии бессмысленно) и данные, характеризующие их изменчивость под влиянием изменений условий развития особей, приведены в табл. 5. Из таблицы видно, что и этот показатель обладает высокой реактивностью и, следовательно, может быть использован в качестве морфофизиологического индикатора. Однако его реактивность не превосходит реактивности показателя варибельности признаков и близка к реактивности абсолютных значений наиболее информативных признаков. На практике едва ли возникнет надобность в использовании таких показателей. Нельзя забывать, что определение регрессии требует значительно больших усилий, чем измерение одного признака.

Следует отметить, что изменчивость корреляции между признаками и пропорций тела комаров, выращенных в разных условиях, может быть одной из причин того, что подчас разные авторы получают разные данные о соотношении одних и тех же признаков у одних и тех же видов.

Как показывают факты, с изменением условий выращивания изменяются все исследованные характеристики комаров. Естественно, что на практике использование всех характеристик невозможно: слишком велик объем работы. Необ-

Таблица 5

Средние значения и степень реактивности коэффициента (e) уравнения регрессии ($y = a + bx$), связывающего некоторые пары признаков

Серия	Показатель	Пары признаков		Серия	Показатель	Пары признаков	
		крыло (x) и голень (y)	масса куколки (x) и плодовитость (y)			крыло (x) и голень (y)	масса куколки (x) и плодовитость (y)
А	b	0.54	45	В	b	0.48	47
	P_b	13±7	30±10		P_b	40±14	46±16
Б	b	0.45	—	Г	b	0.42	—
	P_b	53±22	—		P_b	62±22	—

Примечание. b — среднее значение коэффициента регрессии для всех групп комаров данной серии; P_b — реактивность коэффициента регрессии.

ходимо выбрать. В данном случае наиболее подходящим на роль морфофизиологического индикатора является показатель массы куколок. Относительно высокая информативность этого признака сочетается с большой простотой его определения¹ (высокой доступностью) и с тем, что он может быть определен у особей любого пола. К тому же существенно, что измерение этой характеристики не вызывает гибели насекомых, а значит, не препятствует определению любых других показателей.

Литература

- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis*). М., Медгиз, 1944. 299 с.
- Волозина Н. В. Зависимость между величиной тела самок *Aedes caspius dorsalis*, числом яиц и потенциальной плодовитостью потомства. — В кн.: Насекомые — переносчики заразных болезней. Иваново, 1977, с. 40—46.
- Волозина Н. В. Роль экологических факторов в изменении потенциальной плодовитости комаров рода *Aedes*. — В кн.: Вопросы экологии и охраны животного мира нечерноземной зоны РСФСР, Иваново, 1978, с. 41—46.
- Детинова Т. С. Плодовитость обыкновенного малярийного комара *Anopheles maculipennis*. — Мед. паразитол., 1955, т. 24, № 1, с. 6—11.
- Кравченко О. Н. Прогноз потенциальной плодовитости метеликів озимой совки залежно від маси лялечек. — Захист рослин, 1980, с. 40—41.
- Ликвентов А. В. Плодовитость, вес яиц и выживаемость потомства непарного шелкопряда. — Зоология, 1955, т. 34, № 3, с. 1061—1065.
- Маркович Н. Я. Плодовитость *Anopheles bifurcatus* и ее изменения под влиянием внешних условий. — Мед. паразитол., 1951, т. 20, № 1, с. 50—55.
- Некрасова Л. С. Влияние плотности экспериментальной популяции на скорость роста, развития и смертность личинок комаров. — Экология, 1974, № 1, с. 68—73.
- Некрасова Л. С. Рост и развитие личинок комаров *Aedes caspius dorsalis* в условиях разной плотности. — Экология, 1976, № 2, с. 89—91.
- Плохинский Н. А. Дисперсионный анализ. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960. 124 с.
- Расницын С. П., Шагов Е. М., Демина В. Т. Использование массы куколок как показателя состояния особей у комаров (Diptera, Culicidae). — Мед. паразитол., 1983, № 4, с. 42—45.
- Рязанова Г. И. Зависимость плодовитости платяной моли *Tineola bisselliella* от величины самки и температуры. — В кн.: Насекомые — вредители материалов, 1977, вып. 8, с. 18—24.
- Устинов А. А. Сезонные изменения размеров у *Anopheles maculipennis* в Абхазии. — Мед. паразитол., 1941, № 3, с. 457—458.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УФ АН СССР, 1968, вып. 58. 388 с.
- Braast R. A. Effect of starvation on molting and growth in *Aedes aegypti* and *Aedes vexans*. — J. Econ. Entom., 1968, vol. 61, N 6, p. 1570—1572.
- Hosoi T. Egg production in *Culex pipiens pallens*. IV. Influence of breeding conditions on wing length, body weight and follicle production. — Jap. J. Med. Sci. and Biol., 1954, vol. 7, N 12, p. 133—134.
- Martson N., Campbell B., Boldt P. E. Mass production eggs of the greater wax moth *Galleria mellonella* L. — Techn. Bull. U. S. Dep. Agr., 1975, N 1510. 15 p.

¹ Данные, характеризующие трудоемкость определения каждого из использованных признаков, приведены в статье С. П. Расницына с соавторами (1983).

- M o r i A. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus*. — Trop. Med., 1979, vol. 21, N 2, p. 85—103.
- W e i d l i n g K. Die Beeinflussung von Eirohrenzahl und Grösse einigen Dipteren durch Hunger im Larvastadium mit einigen Beobachtungen über die Chaetotaxis der Hungertiere und über den Einfluss verschiedener physikalischer und chemischer Einwirkungen auf den Entwicklungsgang dieser Tiere. — Zeitschr. angew. Ent., 1928, Bd 14, N 1, p. 69—85.
- Y a t e s M. G. The biology of tree-hole breeding mosquito *Aedes geniculatus* (Olivier) (Diptera: Culicidae) in southern England. — Bull. Entomol. Res., 1979, vol. 69, N 4, p. 611—628.

ИМПитМ им. Е. И. Марциновского
Министерства здравоохранения СССР, Москва

Поступила 17 XII 1984

ANALYSIS OF THE USE OF INDICES CHARACTERIZING SIZE,
WEIGHT AND FECUNDITY OF MOSQUITOES AS MORPHOLOGICAL
INDICATORS

S. P. Rasnitsyn

S U M M A R Y

Methods of qualitative evaluation of informative rate of characters, their reactivity and availability for measuring are suggested. Analysis of a number of characters of two species of mosquitoes has shown that pupal mass index is most suitable as a morphological indicator.
